Caldasia 17 (2): 249 - 258, 1993

HORMIGAS DE COLOMBIA III: LOS GENEROS *ACANTHOPONERA* MAYR, *HETEROPONERA* MAYR Y *PARAPONERA* FR. SMITH (FORMICIDAE: PONERINAE: ECTATOMMINI)

FERNANDO FERNÁNDEZ C.

Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Apartado 7495, Santafé de Bogotá D.C., Colombia.

Resumen

Uno de los grupos más importantes de hormigas cazadoras (subfamilia Ponerinae) en los trópicos, es la tribu Ectatommini, de la cual se presenta la caracterización, sistemática, filogenia y biología. Se presenta una clave para los géneros neotropicales, y la biología, distribución y claves de las especies colombianas *Acanthoponera minor, A. mucronata, Heteroponera microps, H. monticola, H. inca* y *Paraponera clavata. Acanthoponera* y *Heteroponera* son géneros escasamente coleccionados y de hábitos ocultos, mientras que *Paraponera clavata* exhibe una amplia distribución en los ambientes húmedos de las tierras bajas, que se asocia a una plasticidad biológica grande.

Abstract

Ectatommini is one of the most important group of predator ants (subfamily Ponerinae) in the tropics. The tribal caracterization, systematics, phylogeny and biology are summarized. Keys to neotropical genera are provided, and keys, distribution and biology of the colombian species *Acanthoponera minor, A. mucronata, Heteroponera microps, H. monticola, H. inca* and *Paraponera clavata* are included. While *Acanthoponera* and *Heteroponera* are rarely collected genera, with cryptic habits, *Paraponera clavata* is widely distributed in wet lowland habitats and presents flexible nest and foraging behavior.

Introducción

Dentro de las hormigas cazadoras (subfamilia Ponerinae) la tribu Ectatommini es una de las más importantes en los trópicos, junto con Odontomachini y Ponerini. Representa una linea evolutiva antigua y filogenéticamente asociada a otras tribus o grupos dentro de la subfamilia Ponerinae. Las obreras y hembras de este grupo presentan aristas frontales bien separadas una de la otra, más o menos paralelas o un poco divergentes hacia atrás (fig. 3d).

Desde la revisión de Brown (1958) se ha considerado a Ectatommini como una tribu que agrupa a los ectatomminos propiamente dichos y a los proceratiinos; sin embargo, Wheeler & Wheeler (1985) consideraron a Proceratiini como tribu aparte.

Ectatommini se trata aquí tal como se presenta en el conspectus de Wheeler & Wheeler (1985) que comprende los siguientes géneros en Colombia: *Acanthoponera* Mayr, *Ectatomma* Fr.Smith, *Heteroponera* Mayr, *Gnamptogenys* Roger y *Paraponera* Fr.Smith. En este trabajo se presenta la distribución de los géneros *Acanthoponera, Heteroponera* y *Paraponera* en el país; *Ectatomma* fue recientemente estudiado (Fernández, 1991) y *Gnamptogenys* será objeto de una futura publicación.

Este estudio se basa en la colección de insectos del Instituto de Ciencias Naturales-Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional de Colombia (UNCB) y en la colección de hormigas del autor (FFIC), así como: Museo Entomológico Nacional del Instituto Colombiano Agropecuario en Tibaitatá (CELM); Colección de insectos, Universidad de Antioquia, Medellín (UDAC); Museo Entomológico Francisco Luís Gallego, Universidad Nacional de Colombia, Medellín (UNCM); Colección de Insectos, Universidad del Valle, Cali (UDVC); Colección de Hormigas, Francisco Castaño, Buga & Cali (FCIC); Colección de Insectos, Dr. W.P. Mackay, Texas A & M University, ahora en University of Texas at El Paso (WPMC); Colección de Hormigas, Dr. P.S. Ward, Departament of

Entomology, University of California, Davis (PSWC); y Colección de Hormigas, Instituto de Zoología Agrícola, Universidad Central de Venezuela, Maracay (IZAV).

Filogenia. Aunque Brown (1958) discute brevemente la filogenia de la tribu, solo recientemente se ha abordado con estudios cladísticos el estudio de las relaciones entre los géneros ectatominoideos. Al parecer en este grupo están involucradas varias lineas independientes; *Heteroponera-Acanthoponera, Ectatomma-Gnamptogenys-Rhytidoponera* y *Paraponera. Aulacopone, Proceratium* y *Discothyrea* serían elementos aislados y alejados entre sí y los demás géneros (Lattke, com.per.). Paradójicamente, un arreglo final de este grupo podría acercarse al originalmente planteado por Emery en 1922.

Existen varios fósiles reconocidos (Brown 1958, 1973) que señalan que esta tribu prosperaba ya en el oligoceno en el hemisferio norte, donde la tribu está hoy prácticamente ausente. Paraponera se conoce desde el mioceno temprano del ámbar dominicano (Wilson, 1985); también se han descrito fósiles del mismo lugar en *Gnamptogenys* (Baroni Urbani, 1980) y *Proceratium* (Lattke, 1990). Un buen número de características morfológicas en obreras y machos, además del fósil intermedio *Agroecomyrmex*, colocan a Ectatommini con la linea evolutiva de la cual pudo surgir Myrmicinae (Brown, 1958; Kugler, 1979).

Distribución. Para Brown (1958) los patrones de distribución en esta tribu son periféricos a las grandes masas continentales de Eurasia, Norte América y Africa. Durante una época la tribu también prosperó en el hemisferio norte. Los grandes grupos epígeos se desarrollaron casi exclusivamente en las regiones indoaustralianas y neogeícas, pero, en general, puede decirse que el grupo evolucionó desde el terciario en las grandes masas continentales.

Acanthoponera (5 especies), *Paraponera* (1 especie) y *Ectatomma* (12 especies), son géneros endémicos de suramérica; *Heteroponera* (unas 12 especies) se encuentra en América Tropical y Australia; *Aulacopone*, 1 especie de Armenia, antigua URSS; *Rhytidoponera* (con unas 100 especies) se encuentra en el Viejo Mundo, en Australia, Nueva Guinea, Nueva Caledonia y Filipinas, y, finalmente, *Gnamptogenys*, con unas 90 especies (60 neotropicales) prospera en las regiones neotropical e indoaustraliana (Brown, 1958, 1973; Lattke, 1990; Kempf, 1972).

Biología. Ectatommini presenta en conjunto una biología compleja y solo parcialmente estudiada. Sus especies presentan amplias gamas de comportamiento, desde hábitos discretos y especializados como en *Acanthoponera* y algunas *Heteroponera*, hasta grupos generalistas y oportunistas como *Ectatomma*. Las especies de *Acanthoponera* son arbóreas, nocturnas y de biología poco conocida; las especies de *Heteroponera* nidifican en las ramas caídas y buscan artrópodos en el suelo; poco se sabe sobre *Aulacopone*. *Rhytidoponera* comprende especies que ocupan hábitats diferentes, desde bosques húmedos hasta zonas abiertas y desérticas, donde nidifica en ramas caídas o aún en masas epífitas, en el suelo, y debajo de las piedras. Algunos grupos forrajean diurnamente (en bosques) y otros en la noche (en desiertos) en busca de insectos (o restos de los mismos) y a veces miel y otros líquidos (Brown, 1958). La taxonomía y biogeografía del género ha sido extensamente estudiada por Ward (1989).

Las especies de *Gnamptogenys* nidifican en el suelo en maderos podridos y ocasionalmente en masas epífitas; sus nidos, de 50 a 100 obreras, pueden albergar varias hembras reproductoras. Su alimentación se basa en pequeños artrópodos.

Paraponera clavata es una especie con amplios espectros de nidificación y alimentación, relativamente bien estudiada (Janzen & Carroll, 1983). Presenta plasticidad en sus ritmos de actividad diurna y nocturna (Hermann, 1975; McCluskey & Brown, 1972). Posee capacidad de aprendizaje temporal asociado a la nectarivoría (quizá por un sentido circadiano del tiempo) maximizando así la explotación de ese recurso en las selvas húmedas (Harrison & Breed, 1987). Estas hormigas pueden presentar asociaciones con plantas (Young, 1977, 1981). En cuanto al forrajeo, existe cierta "facilitación social" y hay indicios de forrajeo en masa por feromona guía hacia una fuente de alimento (Breed & Bennet, 1985); igualmente, en este género puede presentarse reclutamiento graduado que implica organización por feromona de orientación (Breed et al, 1987).

La agresividad se manifiesta cerca al nido o sobre éste (Hermann & Young, 1980). Se ha estudiado la morfología del aparato ponzoñoso (Hermann & Blum, 1966), así como la morfología de las larvas (Wheeler & Wheeler, 1952), nidificación (Belk et al, 1989; Breed & Harrison, 1988) y el desarrollo e interacciones intracoloniales (Jorgensen et al, 1984; Breed et al, 1991).

Ectatomma comprende especies con amplitud en su alimentación y ocupación de hábitats, nidificando en bosques húmedos, sabanas, ambientes secos, agro y rastrojos. Sus nidos en general son simples, bajo el suelo, donde forrajean en los estratos herbáceo y arbustivo en busca de artrópodos y restos organicos. También explotan las secreciones dulces de homópteros, y los nectarios extraflorales de algunas plantas. Aunque el forrajeo es principalmente solitario, también pueden hacerlo en par y a veces en masa; puede ser selectivo y estar ajustado al polietismo (edad de las obreras) de la colonia. La biología de las especies más comunes se presentó en Fernández (1991).

Género y especies en Colombia

Clave para los géneros de Ectatommini en Colombia.
(Obreras)

1. Genas con una escroba detrás de los ojos (fig. 4) ..... ***Paraponera***
   Genas sin escroba o débilmente presente **2**
2. El mesonoto forma una convexidad separada del propodeo; cuerpo con suturas y procesos de esculturación muy marcados ..... ***Ectatomma***
   Mesotono y propodeo continuamente convexo visto de perfil (fig. 3A); cuerpo con procesos esculturales menos marcados **3**
3. Cabeza sin costilla mediana diferenciada de la escultura y continua; coxas posteriores comunmente con espinas ..... ***Gnamptogenys***
   Cabeza con una costilla mediana diferenciada de la escultura (fig. 2C); coxas posteriores sin espinas **4**
4. Espolón tarsal con un lóbulo prominente; cabeza sin lóbulos occipitales prominentes (fig. 1A) ..... ***Acanthoponera***
   Espolón tarsal sin lóbulo prominente; cabeza con lóbulos occipitales prominentes (fig. 3B) u ojos reducidos (fig. 2C) ..... ***Heteroponera***

***Acanthoponera* Mayr 1862:732**

Clave para las especies de *Acanthoponera* en Colombia
(Obreras) basada en Brown (1958).

Gáster sin constricción, donde el segundo segmento gástrico es más estrecho que el segmento postpeciolar en el cual se basa (fig. 1E); superficie dorsal superior del nudo del peciolo levemente recta con una aguda prolongación paralela dirigiéndose hacia atrás (fig. 1C.); ..... ***A. minor***
Gáster con constricción (fig. 1F); superficie dorsal superior del peciolo tendiendo a ser cóncava y con su prolongación posterior dorsal hacia atrás y levantada (fig. 1O); Amazonas, Meta ..... ***A. mucronata***

***Acanthoponera minor* Forel 1899**

Se conoce desde México hasta el norte del Ecuador (Kempf, 1972); posiblemente en Colombia habita el occidente, sin registros específicos. Biología desconocida.

***Acanthoponera mucronata* (Roger 1861)**

Se conoce al oriente de la cordillera andina, desde Venezuela hasta la Argentina (Kempf 1972).

ESPECÍMENES EXAMINADOS: 1 hembra, META, Bellavista, 10-ago-1976, N. Pinzón Leg, WPMC.

***Heteroponera* Mayr 1887**

Clave para las especies de Heteroponera en Colombia
(Obreras)

1. Ojos pequeños, con pocas facetas (fig. 2C); cuerpo pequeño; color amarillo ferruginoso; nudo del peciolo grueso (fig. 2B); propodeo sin dientes (fig. 2A); Antioquia y Tolima ..... ***H. microps***
   Ojos grandes y multifacetados; grandes; oscuras; propodeo con dientes **2**

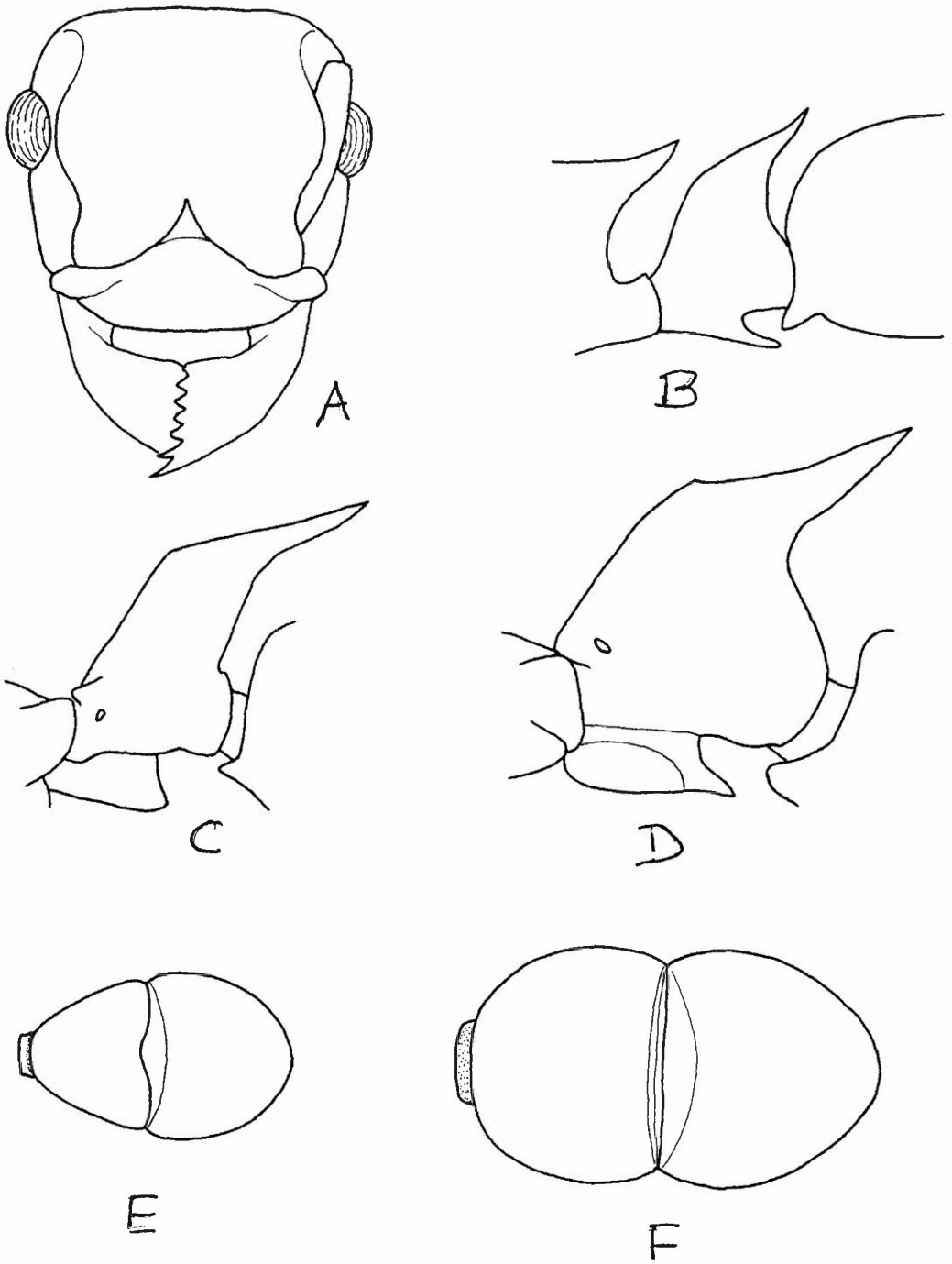

Figura 1. *Acanthoponera* spp. **A**: cabeza, **B** y **D**: peciolos, **F**: gáster (vista dorsal) de *Acanthoponera mucronata*; **C**: peciolo y **E**: gáster (vista dorsal) de *Acanthoponera minor*. **C**, **D**, **E** y **F** redibujados de Brown, 1958.

2. Cada ángulo occipital forma un lóbulo subtruncado redondeado (fig. 3D); diente peciolar posterolateral presente aunque pequeño (fig. 3E); color café rojizo; escroba antenal corta, sin sobrepasar los ojos (fig.3D); Valle del Cauca ..... ***H. inca***
Cada ángulo occipital forma un lóbulo prominente y agudo (fig.3B); escrobas antenales largas, sobrepasando el plano de los ojos; diente peciolar posterodorsal prominente (fig. 3A); color negro; Valle del Cauca y Meta ..... ***H. monticola***

***Heteroponera inca* Brown 1958**

Hormiga común en la superficie del suelo en la región de Yotoco; ausente en sus alrededores probablemente por destrucción de hábitat (MacKay, comunicación personal).

Especímenes Examinados: 1 obrera, VALLE, Yotoco, 1500 m, Bosque, 6-ene-1984, W.P. Mackay Leg (WPMC); 6 obreras, VALLE, Yotoco, 1700 m, 23-jun-1989, W. P. Mackay Leg, WPMC.

***Heteroponera microps* Borgmeier 1957**

Además de la localidad del tipo (Santa Catarina, Brasil), esta especie se conoce de Venecia, cerca a Medellín, Antioquia (Brown, 1958) y Venezuela (Brandao, 1991).

Especímenes Examinados: 2 obreras, TOLIMA, transecto Parque Los Nevados, falda oriental, 2700 m., 1980, T. van der Hammen leg., TPN 50, PSWC, UNCB.

***Heteroponera monticola* Kempf & Brown 1970:312**

Estas hormigas forrajean en la hojarasca y establecen sus nidos en los maderos caídos.

Especímenes Examinados: 1 obrera, META, RNN La Macarena, Bocas del Río Duda sobre el Guayabero, Bosque Primario, 1-Abril-88, F, Fernández leg., FFIC; 4 obreras, VALLE, Los Farallones, Hato Viejo, 2000 m, nido en tronco, Sept-91, P. Chacón leg., UDVC, FFIC.

***Paraponera* Fr. Smith 1858:205**

***Paraponera clavata* (Fabricius 1775)**

Especie ampliamente distribuída en las tierras bajas de Colombia (fig. 5). Nidos hipógeos, por lo general cerca a troncos o bases de árboles. Las poblaciones no pasan de los pocos centenares de obreras en los nidos observados; las larvas, pupas, obreras, machos y gynecoides se dispersan en áreas hasta de un metro cúbico. Forrajean solitariamente en el suelo o en el estrato arbustivo. Algunas han sido observadas en plantas aparentemente buscando néctar extrafloral. Las hembras y machos son comunes, especialmente de noche, atraidos por la luz. Existen variaciones morfológicas y de color. Raramente esta especie se aproxima a los 1000 metros y prefiere los ambientes mesófilos.

Especímenes Examinados: AMAZONAS: 2 obreras, Mirití-Paraná, 300 m, 30-Jul-84, F, Fernández leg., FFIC; 1 obrera, Mirití-Paraná, Resguardo Yucuna, 6-Ago-84, F, Fernández leg., FFIC; 6 obreras, Araracuara, 300 m, 21-Jul-77, R. Restrepo leg., UNCB; 6 obreras, Araracuara, Las Peñas, 300 m, 10-Nov-82, N. Mesa leg., UNCB; 8 obreras, Igará-Paraná, 17 km La Chorrera, C. Sáenz, sin fecha, UNCB; 38 obreras, 3 hembras, 300 m, PNN Amacayacu, bocas Mata-Mata, varzea y bosque no inundable, F, Fernández leg., 8-Oct-88, UNCB, FFIC, WPMC, IZAV, CELM, UNCM, UDVC; 8 obreras, PNN Amacayacu, 300 m, R. Olmos & L. Narvaez, 30-Ene-88, FFIC; 1 obrera, corregim. Buenos Aires, L.F. Mendoza, 17-Ago-87, FFIC. ANTIOQUIA: 1 h, 11 ob, Urrao, en maleza, A. Madrigal, UNCM; 2 ob, Dabeiba, F.L. Gallego leg., May-40, UNCM; 1 ob, Turbo, en maleza, F.L. Gallego leg., 1-Sept-47, UNCM; 3 ob, Turbo, F.L. Gallego leg., 5-Abr-49, UNCM; 1 ob, camino a Mutatá, Patricia Z., 1-Ago-87, UDAC. CALDAS: 18 ob, Santa Cecilia, 15-Oct-55, CELM. CAQUETA: 1 h, Florencia, en maleza, A. Murillo leg., 26-Jun-82, UNCB. CASANARE: 2 ob, Aguaclara, Hda Don Antonio, 600 m, I. de Arévalo, 15-Mar-70, UNCB. CAUCA: 5 ob, PNN Isla Gorgona, 0 m, M. Mendoza leg., 10-Ene-86; 10 ob, PNN Isla Gorgona, 0 m, R. Gutiérrez leg., UNCB, FFIC; 1 ob, PNN Isla Gorgona, Tres Cauces, 300 m, 1-May-78, UDVC. CUNDINAMARCA: 1 h, Mesitas del Colegio, F.L. Gallego, 1-Feb-50, UNCM. CHOCO: 2 ob, 2 h, 2

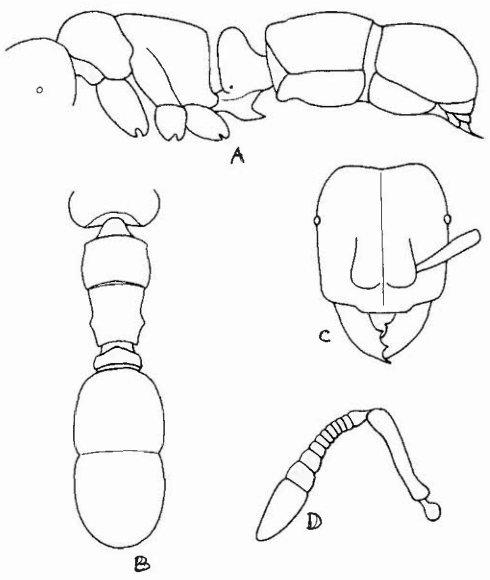

Figura 2. *Heteroponera microps*, obrera. **A**: vista lateral, **B**: vista dorsal, **C**: cabeza y **D**: antena. (redibujado de Borgmeier, 1957).

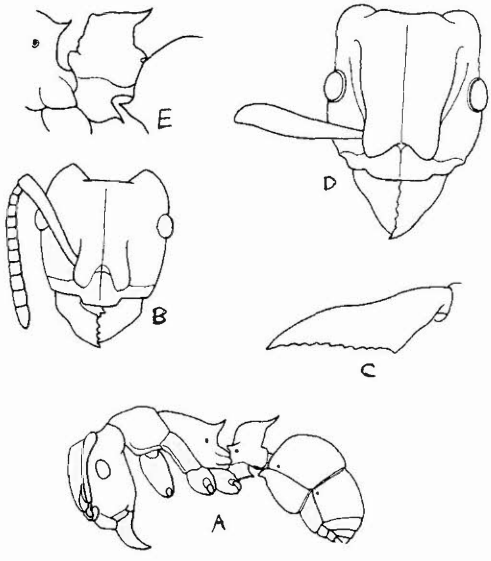

Figura 3. *Heteroponera* spp. **A**: vista lateral, **B**: cabeza y **C**: mandíbula de *H. monticola* (redibujado de Kempf & Brown, 1970); **D**: cabeza y **E**: peciolo de *H. inca* (redibujado de Brown, 1958).

gynecoides, 2 m, Riosucio, Tilupo, H. Echeverry leg., 21-Mar-78, UNCB; 6 ob, Quibdó, 1-Abr-63, UNCM; 1 ob, Bahía Solano, bosque, R. Vélez leg, 1-Dic-63, UNM; 1 ob, Medio Atrato, bosque, G. Bolivar leg, 1-Jul-83, UNCM; 1 ob, Ichó bosque, R. Bernal, 1-Jul-81, UNCM; 1 ob, Ichó, G. Galeano, Jul-81, UNM; 1 ob, Titunendo, en maleza, R. Vélez, Nov-83, UNM; 1 ob, Yuto, R. Vélez leg., Nov-83, UNCM; 1 ob, Itsmina, bosque, R. Vélez leg., Nov-83, UNCM. META: 15 ob, RNN La Macarena, caño La Curía, 580 m, F, Fernández leg., 1-Oct-86, FFIC, UNCB, UDVC, IZAV, CELM, 12 ob, Río Guayabero, L. Richter leg., 1-Ene-59, UNCB; 25 ob, Río Iteviare, R. Restrepo, Jul-83, UNCB; 2 ob, Caño Grande, 450 m, L. Richter leg., 17-Dic-41, UNCB; 1 h, Fuente de Oro, G. Morales leg., 14-Oct-71, UNCB; 1 h, Villavicencio, Saratama, Ene-52, UNCB; 1 ob, Puerto Limón, 300 m, Camilo C. leg., 23-Mar-83, UNCB; 2 ob, Bocas Guayabero, BS, F, Fernández leg., 15-May-88, FFIC. NARIÑO: 1 h, Iscuandé, 0 m, 1-Abr-76, UDVC; PUTUMAYO: 1 ob, Villagarzón, M. Jackson leg., 21-Jun-77, UNCB; 1 ob, cercanías a Mocoa, I. Barrera leg., 1-Sept-87, FFIC; 1 ob, Puerto Asís, 20-Ago-72, UDVC. VAUPES: 2 ob, (s.loc.esp) F.L. Gallego, 1-May-40, UNCM; 8 ob, (s.loc.esp.), UNCM. VALLE: 3 ob, Restrepo, camino Río Azul, 8-Feb-84, UNCB; 2 ob, restrepo, campamento Río Bravo, 900 m, B. Mongui leg., 6-Feb-84, UNCB; 4 m, 8 gynecoides, 7 h, 17 ob, Bajo Anchicayá, 400-430 m, M.L. Baena leg., 18-Abr-86, UDVC; 1 ob, Alto Anchicayá, 400 m, H. Burbano leg., 1-Mar-84, UDVC; 1 ob, Bugalagrande, 1979, UDVC; 1 ob, Pto Merizalde, 70 m, C. Hurtado leg., 1-Mar-84, UDVC; 1 h, Cajambre, 75 m, 1-Jul-83, UDVC; 1 gynecoide, 1-Feb-83, UDVC; 1 ob, Sabaletas, 18 m, Mario S. leg., 1-Oct-84, UDVC; 1 ob, Bajo Calima, 100 m, 1-Nov-82, UDVC; 1 m, Cali, 1000 m, M.R. Manzano, 19-May-83, UDVC; 1 gynecoide, Cali, 1000 m, R. Naranjo, 1-May-83, UDVC; 1 ob, Río Calima, 50 m, 1975, UDVC, 1 ob, Cordoba, R. Cuero leg., 1-May-70, UDVC; 1 ob, Cisneros, 160 m, C. Jaramillo leg., 1-Abr-83, UDV; 1 ob, Río Calima, 50 m, 1971, UDVC; 1 ob, Bajo Calima, 40 m, A. Castro leg., 1-Abr-85, UDVC; 3 ob, 3 h, larvas, capullos, Bajo Calima, Cartón Colombia, Cabrera leg., Jul-61, UNCM; 8 ob, Buenaventura, bosque, R. Vélez leg., 15-Ene-65, UNCM.

Consideraciones finales

Dentro de la tribu Ectatommini contrasta la abundancia, en las tierras bajas, de los géneros *Ectatom-*

ma, *Paraponera*, y *Gnamptogenys* con la escasa presencia de *Heteroponera*, y, sobre todo, *Acanthoponera*.

El reciente descubrimiento de hormigas cazadoras en el Cretáceo Inferior, hace algo más de 100 millones de años (Brandao, 1990), de una subfamilia (Myrmeciinae) ahora confinada a Australia (Hölldobler & Wilson, 1990), muestra una amplia difusión de las cazadoras en la gran masa de Gondwana. Con ésto se apoya la idea de un desarrollo temprano del linaje ectatominoideo, con expansiones geográficas que pudieron iniciarse desde el terciario temprano (Brown, 1958). Un vestigio de la antigua asociación entre suramérica y Australia puede ser *Heteroponera*; su ausencia en Africa puede explicarse por su pronta separación de Gondwana.

La vertiente oriental suramericana ha sido el lugar de radiación de *Heteroponera*, donde se encuentran siete especies habitando la subregión brasileña, con apenas una especie en Chile (*H. carinifrons*) y dos en el occidente colombiano (*H. inca* & *H. monticola*). La única especie centroamericana parece ser *H. panamensis*, confinada a Panamá. *H. microps*, conocida inicialmente de su localidad tipo, Santa Catarina, Brasil, presenta un rango inusualmente amplio, al norte hasta Colombia, como se registra en este trabajo.

A pesar de su carácter "primitivo", *Acanthoponera* podría ser un elemento derivado de *Heteroponera* (Lattke, com.per.) que se originó e irradió en Suramérica una vez aislada de los demás continentes, en el terciario. La taxonomía del grupo permanece confusa (Brown, 1958), reconociéndose cinco especies (Kempf, 1972). De éstas, tres están confinadas a puntos limitados en el Brasil y Perú, con solo una especie, *A. mucronata*, de amplia expansión en la vertiente oriental. Solo *A. minor* prospera en la región mesoamericana por el corredor pacífico hasta el Ecuador.

Paraponera clavata es muy abundante en Colombia (fig. 5), en las tierras bajas y húmedas por debajo de los 1000 m. Una razón para su abundancia es la plasticidad ecológica que presenta en sus hábitos de nidificación, y, sobre todo, de forrajeo y fuentes de alimentación. Esta especie puede nidificar incluso en zonas de cultivos y rastrojos, y complementar su dieta con nectarios extraflorales y otras fuentes de origen vegetal. Además, puede recurrir a otras estrategias de forrajeo que van más allá de la actividad solitaria (Breed et al, 1987). Sorprende esta plasticidad en una especie aparentemente con baja heterocigosidad en sus poblaciones (Porter et al, 1986) que al parecer habita los bosques neotropicales desde el mioceno temprano (Wilson, 1985) con escasos cambios morfológicos.

Agradecimientos

Estoy en deuda con las siguientes personas y entidades por permitir observar ejemplares, por suministro de información y/o bibliografía, asesorías y otros tipos de apoyo: Isabel S. de Arévalo, Rubén Restrepo, Gonzalo Andrade y Paulina Muñoz (UNCB); Martha de Hernández, María del Rosario Manzano y Martha Lucía Baena (UDVC); Francisco Castaño (FCIC); Raul Vélez Angel y auxiliares (UNCM); José Rincón (UDAC); Ingeborg Zenner de Polanía (CELM); John E. Lattke (IZAV); William P. Mackay (WPM); Phillip S. Ward (PSWC); William L. Brown Jr. (Universidad de Cornell); Daniel Janzen (Universidad de Pensylvannia); Carlos R. F. Brandao (Universidad de Sao Paulo); Jean P.

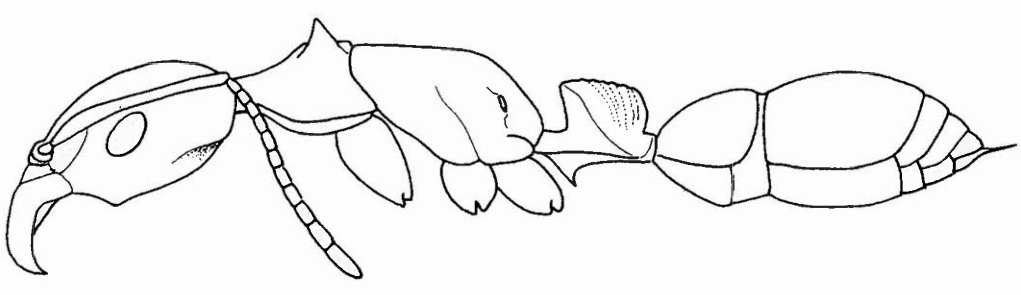

Figura 4. Vista dorsal de *Paraponera clavata*, obrera. Dibujo de W.P. y E. Mackay.

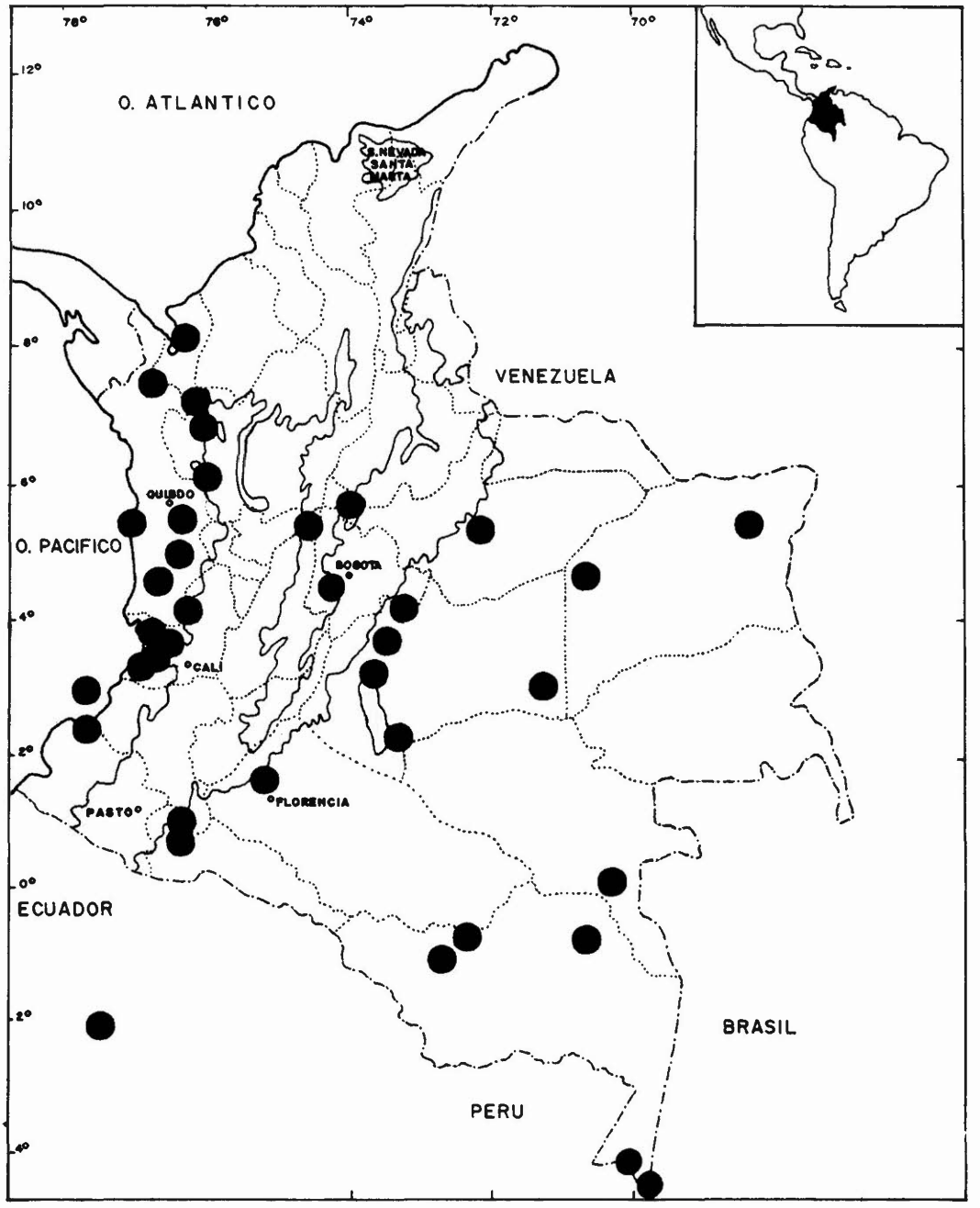

Figura 5. Distribución de *Paraponera clavata* en Colombia.

Lachaud (Universidad de Paris XIII), y, especialmente, mis amigos y colegas, Laura, Argenis y William. Los dibujos son de Edgar Palacio, y el original del mapa de Emma Sánchez de Mackay.

Dedico este trabajo al colega y amigo Francisco Castaño, cuya reciente desaparición nos ha privado de un valioso colector y entusiasta de las hormigas colombianas. Continuar el estudio de nuestras hormigas es el mejor tributo a un verdadero pionero de la mirmecología en el país.

Literatura citada

Baroni-Urbani, C. 1980. The ant genus Gnamptogenys in Dominican amber. *Stuttgarter Beitraege zur Naturkunde, Sr. B* 67: 1-10.

Belk, M.C., H.L. Black, D.C. Jorgensen, S.B. Hubbell & R.B. Foster. 1989. Nest tree selectivity by the tropical ant *Paraponera clavata*. *Biotropica* 21: 173-177.

Brandao, C.R.F. 1990. Phylogenetic, Biogeographic and Evolutionary inferences from the Description of an Early Cretaceus South American Myrmeciinae. 11th International Congress-IUSSI, India, pp 313-314.

___ . 1991. Adendos ao catálogo abreviado das formigas da regiâo neotropical (Hymenoptera: Formicidae). *Rev. Bras. Ent.* 35(2): 319-412.

Breed M.D. & B. Bennet. 1985. Mass recruitment to nectar sources in *Paraponera clavata*: A field study. *Insect. Soc.* 32(2): 198-208.

___ ., **J.H. Fewell, A.J.Moore & K.R. Williams.** 1987. Graded recruitment in a ponerine ant. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20: 407-411.

___ . **& J. Harrison.** 1988. Worker size, ovary development, and division of labor in the giant tropical ant *Paraponera clavata*. *J. Kansas Entomol. Soc.* 61: 285-290.

___ ., **T.M. Stiller, J.H. Fewell & J.M. Harrison.** 1991. Intercolonial interactions and netsmate discriminations in the giant tropical ant, *Paraponera clavata*. *Biotropica* 23(3): 301-306.

Brown, W.L.Jr. 1958. Contributions toward a reclassification of the Formicidae: II Tribe Ectatommini. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 118(5): 176-362.

___ . 1973. A comparison of the Hylean and Congo-West African raint forest ant faunas, pp 161-185. En: B.J.Meggers, E.S.Ayensu & W.D.Duckwort (eds) Tropical Forest Ecosystem in Africa and South American: A Comparative Review Smithsonian Institution Press, Washington D.C.

Fernández, F. 1991. Las hormigas cazadoras del género *Ectatomma* (Hymenoptera:Formicidae) en Colombia. *Caldasia* 16(79): 551-564.

Harrison V. & M.D. Breed. 1987. Temporal learning in the giant tropical ant *Paraponera clavata*. *Physiol Entomol.* 12: 317-320.

Hermann, H.R. 1975. Crepuscular and nocturnal activities of *Paraponera clavata*. *Ent. News* 86: 94-98.

___ . **& M.S. Blum.** 1966. The morphology and histology of the hymenopterus poison apparatus I *Paraponera clavata*. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 59: 397-409.

___ . **& A.M. Young.** 1980. Artificially elicited defensive behavior and reciprocal aggresion in *Paraponera clavata*. J. *Georgia Entomol. Soc.* 51: 8-10.

Janzen, D.H. & C.R. Carroll. 1983. *Paraponera clavata*. En: D.H. Janzen (ed) Costa Rican Natural History pp 752-753, University of Chicago Press, Chicago.

Jorgensen, C.D., H.L. Black & H.R. Hermann. 1984. Territorial disputes between colonies of the giant tropical ant *Paraponera clavata*. *J. Georgia Entomol. Soc.* 19: 156-158.

Kempf, W.W. 1972. Catálogo abreviado das formigas da regiao neotropical. *Stud. Entomol.* 15: 3-344.

Kugler, C. 1979. Evolution of the sting apparatus in the myrmecine ants. *Evolution* 33: 117-130.

Holldobler B. & E.O. Wilson. 1990. The Ants. Harvard University Press.

Lattke, J.E. 1990. The genus *Proceratium* Roger in Dominican Amber (Hymenoptera:Formicidae). *Caribean J. Sci.* 26(3-4): 101-103.

McCluskey E.S. & W.L. Brown Jr. 1972. Rhytms and other biology of the giant tropical ant *Paraponera*. *Psyche* 79: 335-347.

Porter, C.A., P. Thompson, H.L. Black & C.D. Jorgensen. 1986. Genetic Variability in a population of *Paraponera clavata* (Hymenoptera:Formicidae). *Southwestern Nat.* 31(3): 381-385.

Ward, P.S. 1989. Genetic and social changes associated with ant speciation. pp. 123-148 en: M.D.Breed & R.E.Page (eds). The genetics of social evolution Boulder: Westview Press.

Wheeler, G.C. & J. Wheeler. 1952. The ant larvae of the subfamily ponerinae Part I. *Am. Mid. Nat.* 48(1): 111-114.

___ . 1985. A simplified conspectus of the Formicidae. *Trans. Amer. Ent. Soc.* 111: 255-264.

Wilson, E.O. 1985. Ants of the Dominican Amber (Formicidae) 4. A giant ponerine in the henus *Paraponera*. *Israel J. Ent.* 19: 197-200.

Young, A.M. 1977. Notes on the foraging of the giant tropical ant Paraponera clavata on two plants in tropical wet forest. *J. Georgia Entomol. Soc.* 12(1): 41-51.

___ 1981. Giant tropical ant *Paraponera clavata* visits *Heliconia pogonantha* bracts in premontane tropical rain forest. *Biotropica* 13(3): 223.